Zur Kenntnis des Phototropismus der Wurzeln

von

Dr. V. Vouk.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Wien.
Nr. 34 der zweiten Folge.

(Vorgelegt in der Sitzung am 20. Juni 1912.)

I.

Nachdem sich die Müller-Oltmann'sche Theorie vom doppelsinnigen, d. h. positiven und negativen, phototropischen Zustand, beziehungsweise von der Anlage der Pflanzenorgane bisher wenigstens im Prinzip als vollständig richtig erwiesen hat, versuchte man dann, in das Wesen dieser Erscheinung näher einzudringen. Es erfolgte darauf eine Reihe von Untersuchungen, welche sich alle mit der Analyse des phototropischen Zustandes beschäftigt haben, jedoch beziehen sich fast alle auf die positive Phase der Reaktion. Erst in der letzten Zeit sind einige Versuche, auch die negative Reaktion zu analysieren, durchgeführt worden.

Die ersten diesbezüglichen Angaben finden wir in der bedeutenden Arbeit von Blaauw (1), auf die ich noch weiter unten zu sprechen komme. Pringsheim (12) und später Tröndle (16) versuchen, das Auftreten der sogenannten »Indifferenz« oder das Ausbleiben der Krümmung zwischen positiver und negativer Phase durch das Zusammenwirken, beziehungsweise Entgegenwirken der positiven und negativen Induktion zu erklären, welche Deutung nach unseren bisherigen Erfahrungen auch als vollkommen richtig zu bezeichnen ist.

Da die Analyse des negativen Prozesses wegen der Unmöglichkeit des Ausschließens der vorherigen positiven Induktion kaum oder gar nicht durchführbar war, so haben Prof. Dr. K. Linsbauer und ich uns entschlossen, diese Analyse an den bei anscheinend schwachen Intensitäten negativ reagierenden Keimwurzeln durchzuführen. Bevor wir aber zur Analyse herangegangen sind, mußten wir jedenfalls konstatieren, ob bei den Wurzeln neben den negativen auch positive Reaktionen sich zeigen. Es ist uns auch dieser Nachweis gelungen, wie wir schon in der vorläufigen Mitteilung 1909 berichtet haben, denn tatsächlich treten bei sehr schwachen Intensitäten an den Wurzeln von *Sinapis alba* und *Raphanus sativus* bis 71% positive Krümmungen auf, also wieder eine Übereinstimmung mit der Müller-Oltmanns'schen Theorie.

Unseren Plan, die weiteren Untersuchungen über die negative Phase des Reizprozesses gemeinsam durchzuführen, mußten wir wegen Übersiedlung Prof. Linsbauer's an die Universität in Czernowitz aufgeben. Aus demselben Grunde überließ mir Prof. Linsbauer die weitere Durchführung der ursprünglichen Pläne.

Nach unseren Voruntersuchungen scheint es, daß bei den Wurzeln hauptsächlich der negative Phototropismus induziert wird und dieser wesentlich stärker ist als der positive. Besonders auffallend ist es bei Keimwurzeln von *Sinapis*, daß die Intensitäten, innerhalb welcher die positive Reaktion auftritt, eng gezogen sind, so daß die Induktion der positiven Reaktion keinen besonderen Einfluß auf den Verlauf der negativen Reaktion ausüben kann. Aus diesem Grunde scheinen die Keimwurzeln von *Sinapis alba* als besonders geeignet für das Studium des negativen phototropischen Zustandes.

Bei der Analyse des negativen Phototropismus handelt es sich zunächst um das Studium der sensorischen und motorischen Phase des Reizprozesses. Zur Kenntnis der sensorischen Phase gelangen wir durch Präsentationszeit- und der motorischen Phase durch Reaktionszeitversuche. Es war also meine nächste Aufgabe, diese beiden Reizmomentkurven zu untersuchen.

II. Methodisches.

Die Methodik, der ich mich bei der Durchführung der folgenden Versuche bediente, war dieselbe, wie schon in der Mitteilung von Linsbauer und mir beschrieben worden ist. Zur genaueren Orientierung möchte ich hier einiges hinzufügen.

Die Samen — meine Versuchspflanzen waren auch weiter *Sinapis alba* und *Raphanus sativus* — werden in feinen Sägespänen von Buchenholz zur Keimung gebracht. Ohne die Samen vorher einquellen zu lassen, werden sie etwa 5 *mm* tief in Sägespäne eingesetzt und mäßig befeuchtet. Den dritten Tag darauf bekam ich von diesen Samen etwa 80 % kerzengerade gewachsene Würzelchen. Als Vorbedingung gilt natürlich eine ziemlich gleichmäßige Temperatur. Ich ließ die Samen im Warmhause des Institutes keimen.

Nachdem die Würzelchen die Länge von 1·5 *cm* erlangt haben, werden sie dann, wie es in der vorläufigen Mitteilung beschrieben ist, auf die Wachsfüßchen befestigt. Ich suchte bei allen Versuchen Würzelchen gleicher Länge, da es sich herausgestellt hat, daß die Reaktion wesentlich von der Wurzellänge abhängt, wie schon Fitting (3) für Keimstengel von *Vicia* nachgewiesen hat. Meine diesbezüglichen Versuche ergaben folgendes Resultat.

Versuchsreihe 1.

Kultur der Wurzeln im feuchten Raume. Intensität des Lichtes = 256 NK (16 NK-Glühlampe in der Entfernung von 25 *cm*).

Länge der Wurzeln	Reaktionszeit
7 *mm*	90 Minuten
9 »	80 »
1·2 »	75 »
1·3 »	75 »
1·8 »	85 »
2·4 »	115 »
2·8 »	130 »

Die Reaktionszeit nimmt also zunächst bis zu einem Optimum bei der Wurzellänge von 1·2 bis 1·5 *cm* ab und dann

wieder zu. Die kürzeste Reaktionszeit betrug 75 Minuten. Diese Ab- und Zunahme der Reaktionszeiten bei zunehmender Länge könnte man vielleicht mit der Wachstumsintensität in Zusammenhang bringen. Möglicherweise stimmt das Optimum der Reaktion mit dem Optimum des Wachstums überein, jedoch wurde dies nicht näher untersucht. Aus diesem Versuch sieht man, wie notwendig es ist, bei der Durchführung reizphysiologischer Versuche mit Stengeln oder Wurzeln immer die gleiche Länge der Organe zu berücksichtigen.

Die Würzelchen werden dann bei rotem Lichte einer Kaliumbichromatlampe[1] in der temperierten Dunkelkammer aus den Sägespänen herausgezogen und an die erwähnten Wachsfüßchen befestigt. Da die Adjustierung der Wurzeln gewöhnlich eine Zeit von 10 Minuten in Anspruch nahm, so stellte ich, um Vertrocknung der Wurzeln zu verhüten, den Paraffinträger mit Wachsfüßchen auf eine Glaswanne über Wasser, so daß die Wurzeln in Wasser steckten. Es ist aber notwendig, nach Herausnahme der Wurzeln aus dem Wasser den eventuell an der Wurzelspitze haftenden Wassertropfen vorsichtig mit dem Finger zu entfernen, widrigenfalls störende Nutationen der Wurzeln auftreten.

Da die Wurzeln sich immer in dunstgesättigtem Raume der feuchten Kammern mit relativ reiner Luft befanden — wenigstens zeigten die Wurzeln gar keine Erscheinung der Wachstumsverzögerung, sie wachsen vielmehr in vollständiger Dunkelheit kerzengerade — so war auch die Möglichkeit einer etwaigen Beeinflussung des phototropischen Zustandes durch die gasförmigen Verunreinigungen der Luft, wie dies O. Richter (14) und andere zeigten, ausgeschlossen.

Noch eine Bemerkung zur Berechnung der Intensitäten. Die Intensitätswerte des Lichtes, welche im folgenden angegeben werden, sind nur als relative Werte aufzufassen. Es

[1] Seinerzeit benützte ich das Glühlicht einer elektrischen Glühlampe, die in einer Kaliumbichromatlösung steckte. Für diese Zwecke empfehle ich aber eine von mir konstruierte einfache Lampe. Eine Glühlampe wird mit einer Senebier'schen Glocke, die Lithioncarminlösung (1 : 1) enthält, zugedeckt. Lithioncarmin läßt nach Nagel (Biolog. Zentr., 1898, p. 654) nur rote Strahlen durch und eignet sich deshalb für phototropische Versuche ausgezeichnet.

stellt sich nämlich heraus, wie wir später sehen werden, daß unsere Intensitätswerte mit denen in der vorläufigen Mitteilung angegebenen nicht übereinstimmen. Diese Abweichung beruht darauf, daß ich diesmal andere elektrische Glühlampen benützte und daß bei den damaligen Versuchen im Wasser die Absorption des Lichtes durch die Wasserschichte nicht berücksichtigt wurde. Bei den folgenden Versuchen überzeugte ich mich, ob etwas vom Lichte durch die 8 *mm* dicke planparallele Spiegelglasplatte der feuchten Kammer absorbiert wird. Die Messung des Lichtes mit einem Bunsen'schen Fettfleckphotometer ergab, daß keine merkliche Differenzen in der Intensität des Lichtes hinter der Platte entstehen. Anders ist es bei den Versuchen mit der Quarzglasquecksilberlampe.[1] Dieses Licht ist sehr reich an ultravioletten Strahlen und diese werden von der Glasplatte absorbiert.

Die Messung der chemisch wirksamen Strahlen mit dem Wiesner'schen Photometer ergab in Bunsen-Roscoe-Einheiten

Vor der Platte	Hinter der Platte
$I = 0 \cdot 8625$	$I_1 = 0 \cdot 13339$

Das Licht hinter der Platte ist also 6·4mal schwächer an chemisch wirksamen Strahlen.

III. Die Induktion des negativen Phototropismus.

Nachdem H. Müller-Thurgau und später Wiesner gezeigt haben, daß man die Erscheinung des Phototropismus induzieren, d. h. durch eine kürzere Zeit als Reaktionszeit hervorrufen kann, wurde erst in der letzteren Zeit durch die Einführung des Begriffes »Präsentationszeit« die Induktion des Phototropismus eingehend untersucht.

Die Entdeckung der sogenannten Hyperbel-, beziehungsweise des Reizmengengesetzes durch Fröschel (4) und Blaauw (1) und seine Übereinstimmung mit der gleichen Erscheinung auf dem Gebiete anderer Reizmodalitäten bedeuten gewiß einen wesentlichen Fortschritt in der Erkenntnis des

[1] Von der Firma Heraeus in Leipzig.

Wesens der Reizprozesse. Da nach Tröndle (16) auch die Reaktionszeitkurve eine Hyperbel ist, wenigstens innerhalb gewisser Grenzen, so empfiehlt er, statt von Hyperbelgesetz besser von Präsentationszeitgesetz zu sprechen. Auch der Ausdruck Lichtmengengesetz erscheint nicht zweckmäßig, da dieses Gesetz auch für andere Reizmodalitäten gilt. Daher kann man das Gesetz am besten als Energiemengengesetz bezeichnen.

Blaauw (l. c.) widmet in seiner früher erwähnten Dissertation dem Studium der negativen Induktion ein Kapitel, in dem er zum Schlusse kommt, daß auch der negative Prozeß nur von der Energiequantität abhängig ist. Seine Angaben beziehen sich aber nur auf den negativen Phototropismus der oberirdischen, normalerweise positiv reagierenden Organe und sind auch nicht vollständig, da er keine Präsentationszeiten bestimmt hat. Blaauw konnte mit oberirdischen Organen die Präsentationszeiten des negativen Phototropismus nicht bestimmen, da, wie früher auseinandergelegt wurde, die positive Induktion nicht auszuschließen war. Es war daher meine nächste Aufgabe, die Gültigkeit des Präsentationsgesetzes für den negativen Phototropismus der Wurzeln zu prüfen.

Die ersten Vorversuche führte ich mit dem Lichte einer Quarzglasquecksilberlampe aus. Die Resultate dieser Versuche sind in der folgenden Tabelle dargestellt.

a) Vorversuche mit Quarzglasquecksilberlicht.

Kultur im feuchten Raume. Entfernung von der Quarzglasröhre 50 *cm*. Stromstärke 3 Ampere, Spannung 130 Volt. Intensität in Bunsen-Roscoe-Einheiten 0·13339. Jeder Versuch wurde mit 6 Wurzeln ausgeführt.

Versuch	Induktionszeit	Beobachtung nach	Reaktion
I	1 Minute	1 1/2 Stunden	keine
		2 1/2 »	keine
		5 »	2 kaum

Versuch	Induktions-zeit	Beobachtung nach	Reaktion
II	5 Minuten	1½ Stunden 2½ » 5 »	keine 2 kaum 1 deutlich, 1 kaum
III	30 Minuten	30 Minuten 1½ Stunden 3½ »	2 kaum 1 sehr schwach, 1 kaum 1 deutlich, 1 kaum (?)
IV	40 Minuten	40 Minuten 120 » 240 »	keine 2 kaum (?) 2 kaum (?)
V	60 Minuten	270 Minuten 390 » 12 Stunden	3 schwach, 4 gerade 3 schwach, 1 kaum alle schwach
VI	120 Minuten	240 Minuten 360 »	alle schwach alle deutlich

Es ergibt sich aus diesen Versuchen, daß in der Entfernung 50 *cm* von der Quarzglasröhre 1 Stunde zur Belichtung notwendig ist, damit der negative Phototropismus induziert wird. Es sind also, nach diesem Vorversuche zu urteilen, tatsächlich große Lichtquantitäten zur Erreichung der negativen Schwelle notwendig.

Wegen der leichteren Berechnung der Lichtintensitäten in NK habe ich die weiteren Versuche mit dem Lichte von elektrischen Glühlampen in der Stärke von 5, 16 und 32 NK durchgeführt. Es sind im ganzen über 100 Versuche mit je 7 Wurzeln durchgeführt worden.

b) Versuche mit Sinapis alba.

Die Versuchsergebnisse sind in folgenden drei Versuchsreihen übersichtlich dargelegt.

1. Versuchsreihe.

Entfernung 50 *cm* von der 32 NK-Glühlampe. Intensität = 128 NK.
Temperatur = 18 bis 19° C.

Datum	Versuch	Expositionszeit in Minuten	Kontrolliert nach Stunden	Reaktion	Anmerkung
16. II. 1910	1	5	$2^1/_2$	keine Krümmung	
	2	15		4 sehr schwach	
17. II. 1910	3	5	3	keine Krümmung	
	4	10		5 kaum	
	5	20		5 schwach	
19. II. 1910	6	15	3	4 schwach	
	7	20		6 stark, 1 kaum	
	8	30		alle stark	
22. II. 1910	9	10	3	2 kaum	
	10	10		2 kaum	
	11	5		keine Krümmung	
22. II. 1910	12	5	3	3 keine Krümmung	4 nicht brauchb.
	13	2		keine Krümmung	
23. II. 1910	14	15	3	2 schwach	2 nicht brauchb.
	15	10		3 kaum	
	16	10		keine Krümmung	
	17	5		keine Krümmung	
	18	5		keine Krümmung	
26. II. 1910	19	5	4	keine Krümmung	
	20	8		keine Krümmung	
	21	10		4 kaum	
	22	15		4 schwach	2 nicht brauchb.

Datum	Versuch	Expositionszeit in Minuten	Kontrolliert nach Stunden	Reaktion	Anmerkung
2. III. 1910	23	10	4	3 sehr schwach, 1 kaum	
	24	12		2 kaum	
	25	14		4 deutlich	
	26	16		alle deutlich	
	27	18		alle stark	

Diskussion. Der schwierigste Punkt in der Beobachtung war, die Zeit ausfindig zu machen, nach welcher die induzierten Wurzeln reagieren. Da das Licht der Kaliumbichromatlampe zu schwach war, um die Krümmung deutlich zu beobachten, und da man das Aufheben des Tonsturzes wegen der Vertrocknung der Wurzeln vermeiden sollte, so machte ich zunächst einige Vorversuche zur Bestimmung der Zeit des Auftretens der Krümmung. Im allgemeinen fand ich, daß nach 3 bis 4 Stunden nach der Induktion die Krümmungen deutlich auftreten.

Aus dieser Tabelle (Versuche 4, 5, 6, 14, 22, 25, 26) sieht man, daß erst nach etwa 15 Minuten der Induktion bis 80 % der Wurzeln sehr schwache negative Krümmungen zeigten. Das Resultat der Bestimmung war also:

Präsentationszeit = 15 Minuten,

Lichtmenge = 115.200 MKS.

2. Versuchsreihe.

Entfernung 100 *cm* von einer 32 NK-Glühlampe. Intensität 32 NK.
Temperatur 18 bis 20° C.

Datum	Versuch	Expositionszeit in Minuten	Kontrolliert nach Stunden	Reaktion	Anmerkung
3. III. 1910	1	40	5	Keine Krümmung	
	2	40	5	einige kaum	
	3	40	5	einige kaum	
	4	50	5	einige kaum	
	5	50	5	einige kaum	
4. III. 1910	6	40	4	keine Krümmung	
	7	50	7	einige kaum	Die erste Kontrolle nach 4 Stunden
	8	60	7	5 schwach	
5. III. 1910	9	40	6	3 kaum	Die erste Kontrolle nach 3 Stunden
	10	50	6	2 sehr schwach	
	11	60	6	5 schwach	
	12	70	6	alle deutlich	
7. III. 1910	13	50	7	1 kaum	Die erste Kontrolle nach 4 Stunden
	14	60	7	3 schwach	
	15	70	7	3 schwach	
8. III. 1910	16	60	4	4 schwach	1 unbrauchbar
	17	70	4	alle deutlich	

Diskussion. Ich nahm absichtlich die Induktionszeiten zwischen 50 bis 70 Minuten, da nach dem Energiemengengesetz, wenn dieses für den negativen Phototropismus Gültigkeit hat, die Präsentationszeit ungefähr so hoch liegen muß.

Aus der Tabelle geht hervor, daß sich die Mehrzahl (bis 90%) der Wurzeln nach einer Induktion von 60 Minuten krümmen. Die Reaktion tritt nach etwa 6 Stunden auf.

Als Resultat dieser Versuchsreihe ergibt sich:

Präsentationszeit ....60 Minuten,

Lichtmenge ....115.000 MKS.

3. Versuchsreihe.

Glühlampe = 32 NK, Entfernung = 200 *cm*. Intensität = 8 NK, Temperatur = 18 bis 20° C.

Datum	Versuch	Expositionszeit in Minuten	Kontrolliert nach	Reaktion	Anmerkung
13. IV. 1910	1	180	5 Stunden	Einige kaum	
	2	220	»	4 sehr schwach	
	3	250	»	5 schwach	
14. IV. 1910	4	180	6 Stunden	3 sehr schwach	
	5	200	»	2 kaum	2 nicht brauchbar
	6	220	»	4 sehr schwach	
	7	240	»	3 deutlich, 1 schwach	
16. IV. 1910	8	200	$5^1/_2$ Stunden	4 sehr schwach	
	9	230	»	5 schwach	
	10	260	»	6 deutlich	1 nicht brauchbar
28. IV. 1910	11	200	6 Stunden	3 schwach	
	12	240	»	5 schwach	
	13	260	»	alle deutlich	

Diskussion. Man sieht nach diesen wenigen Versuchen, daß die Präsentationszeit ungefähr zwischen 220 und 240 Minuten liegt. Ich nehme deshalb den mittleren Wert von 230 Minuten. Es ist also:

Präsentationszeit ....230 Minuten,

Lichtmenge ....110.000 MKS.

Die Werte der Präsentationszeiten, ausgedrückt in Sekunden, sind zu groß, als daß man sie genau auf Sekunde bestimmen könnte. Es ist dies auch überflüssig, da die gewonnenen Werte der Lichtmengen sehr gut übereinstimmen. Die drei durchgeführten Versuchsreihen geben also folgendes Resultat:

Relative Intensität	Präsentationszeit	Lichtmenge
8 NK	230 Minuten	110.400 MKS
32	60	115.200
128	15	115.200

Ich habe hier nur drei Punkte der Hyperbel bestimmt und, da schon diese ein befriedigendes Resultat ergeben haben und da das Energiemengengesetz selbstverständlich nur innerhalb bestimmter Grenzen gilt, so habe ich von der Bestimmung weiterer Punkte abgesehen. Wir können somit als vollständig erwiesen betrachten, daß das Energiemengengesetz auch für den negativen Phototropismus volle Gültigkeit hat.

Wenn wir Wurzel und Stengel bei einer einseitig einfallenden schwachen Lichtintensität beobachten, so reagiert der Stengel positiv und die Wurzel negativ phototropisch, also bei einer und derselben Intensität ergibt sich entgegengesetzte Reaktion. Vergleichen wir aber die Lichtmenge und nicht die Intensitäten, so werden wir sehen, daß die Lichtmenge für die Erreichung der negativen Schwelle der Wurzel groß ist und für die Erreichung der positiven Schwelle des Stengels im Verhältnis sehr klein ist. Für die Induktion des negativen Phototropismus bei Wurzeln brauchen wir ungefähr eine ebenso große Lichtmenge wie für die Induktion des negativen Phototropismus bei Stengeln. Für die negative Reaktion bei den Keimstengeln sind bekanntlich sehr hohe Intensitäten, beziehungsweise Lichtmengen notwendig; so ist z. B. der negative Schwellenwert bei *Phycomyces* nach Blaauw etwa 4000 bis 12.000 MKS und für *Avena* bis 240.000 MKS. Für die negative Induktion bei Senfwurzeln sind, wie wir gesehen haben, mindestens zirka 115.000 MKS notwendig, also kein bedeutender Unterschied gegenüber den oberirdischen Organen. Man soll also nicht die Intensitäten, sondern die Energiemengen vergleichen.

IV. Verlauf der Reaktion.

Ich habe bereits erwähnt, daß der Verlauf der Reaktion mittels der Bestimmung von Reaktionszeiten durchgeführt wurde. Ebenso wurde auch gezeigt, daß die Reaktionszeit abhängig ist von der Entwicklungsphase der Wurzel, was auf den direkten Zusammenhang mit der Wachstumsintensität hindeutet.

Schon während der Untersuchungen mit Prof. Linsbauer hatte sich naturgemäß ergeben, daß die Reaktionszeiten proportional den Lichtintensitäten abnehmen. In unserer vorläufigen Mitteilung wurden die Reaktionszeiten nicht berücksichtigt und daher bringe ich das damalige Versuchsergebnis vor.

Vorversuch über den Verlauf der Reaktionszeitkurve.

Versuchsobjekt: Wurzeln von *Sinapis alba* bei Kultur im Wasser. Temperatur: 18 bis 21°.

Intensität		Reaktionszeit
256	NK	80 Minuten
64	»	140 »
28	»	180 »
2·5	»	420 »
0·64	»	nach 15 Stunden treten + und — Krümmungen auf
0·2	»	61 % der Wurzeln positiv

Später führte ich selbst noch eine Reihe von Versuchen, und zwar bei Kultur im feuchten Raume. Das Ergebnis dieser Versuche ist in folgender Tabelle dargestellt:

Datum	Anzahl der Versuche	Intensität in NK	Prozent der gekrümmten Wurzeln	Reaktionszeit in Minuten	Mittelwert der Reaktionszeit
20. IX.	2		50	120	
22. IX.	2		65	105	
23. IX.	2	400	53	130	120
24. IX.	2		57	100	
29. IX.	1		57	105	
15. X.	2		60	80	
15. X.	3	256	54	75	75
28. X.	2		57	75	
8. XI.	3	64	65	140	140
9. XI.	2		30	130	
25. XI.	3		60	170	
26. XI.	2	28	57	210	180
26. XI.	1		64	180	
1. XII.	2		62	400	
1. XII.	2	2·5	76	420	420
3. XII.	3		70	420	

Jeder Versuch ist mit 7 Wurzeln durchgeführt, also im ganzen war die Anzahl der Wurzeln 238. Temperatur variierte zwischen 18 bis 20° C.

Die Tabelle zeigt nun, daß die Reaktionszeit bei einer bestimmten Intensität ihr Optimum erreicht, bei stärkeren Intensitäten sich noch verlängert, also genau so wie bei positivem Phototropismus, d. h.: die Reaktionszeitkurve nimmt bei steigenden Intensitäten zu und dann nach einem Optimum wieder ab. Bei positivem Phototropismus der Stengel wird dieser Abfall der Reaktionszeitkurve gleichsinnig von Blaauw und Pringsheim durch das Auftreten der nega-

tiven Reaktion als einer Gegenreaktion gedeutet. Hier bei den Wurzeln kann theoretisch nach der negativen Induktion keine Rede von einer Gegenreaktion der positiven Induktion sein.

Meiner Ansicht nach läßt sich hier der Abfall der Reaktionszeitkurve vielmehr durch die Annahme der Wachstumshemmung der Wurzeln durch das allzu starke Licht, wie dies Fr. Darwin (2) und L. Kny (6) für Wurzeln gezeigt haben, erklären.

Tatsächlich habe ich auch beobachtet, daß die Wurzeln in der Entfernung von 30 *cm* von der Röhre einer Quarzglasquecksilberlampe auch nach stundenlanger Exposition nicht reagierten. Ebenso verhalten sich auch die Wurzeln von *Raphanus sativus*. Bei diesen habe ich auch öfters in der Entfernung von 20 *cm* der Quarzröhre auch scheinbar positive Krümmungen beobachten können. Diese Krümmungen haben sich aber als Schädigungen der bestrahlten Seite erwiesen. Nach nachträglicher Verdunkelung treten in der belichteten Zone eigentümliche Verdickungen auf. Auch aus diesen Versuchen mit Quarzglasquecksilberlicht, das besonders stark an ultravioletten und überhaupt an stark brechbaren Strahlen ist, ist zu ersehen, daß bei stärkerem Licht das Wachstum der Wurzeln gehemmt wird und infolgedessen auch die Reaktionszeiten verlängert werden.

Nachdem diese Versuche bereits durchgeführt waren, erschien die wichtige und interessante Arbeit von Tröndle (16), welcher zeigte, daß die Reaktionszeitkurve auch eine Hyperbel ist. Er gibt für das Reaktionszeitgesetz folgende Formel an:

$$i\,(t-k) = i'\,(t'-k)$$

d. h. die Induktion ist proportional der Intensität und der Reaktionszeit minus der Konstanten k. Es ist also eine bestimmte Energiemenge notwendig, damit nach einer bestimmten konstanten Zeit die Reaktion auftritt. Tröndle hat weiter zeigen können, daß dieses Gesetz auch für den Phototropismus vorbelichteter Keimlinge wie auch für den Geotropismus Geltung hat. Es war daher der Gedanke naheliegend, dasselbe Gesetz auch für den negativen Phototropismus der Wurzeln

nachzuprüfen. Leider habe ich viel zu wenig Werte bestimmt, als daß eine wünschenswerte Übereinstimmung hätte erzielt werden können. Es mag dies vielleicht darin liegen, daß nach der langen Belichtung die Stimmung der Wurzeln erhöht wird.

Was die Induktion des positiven Phototropismus bei Wurzeln anbelangt, so habe ich vorläufig keine Experimente angestellt. Die Wurzeln von *Sinapis* sind leider für diese Versuche nicht geeignet, da der positive Phototropismus, wie Linsbauer und ich festgestellt haben, innerhalb einer sehr kurzen Zone der Lichtintensitäten zum Vorschein kommt. Für diese Versuche wird man geeignetere Objekte aussuchen müssen, bei denen die positive und negative Erregung gleichmäßig verteilt sind.

V. Zusammenfassung.

Die Resultate der vorliegenden Versuche mit Wurzeln von *Sinapis alba* lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1. Das Energiemengengesetz hat auch für den negativen Phototropismus der Wurzeln volle Gültigkeit.

2. Die Lichtmenge, die zur Erreichung der negativen Reizschwelle erforderlich ist, beträgt für Wurzeln von *Sinapis alba* zirka 115.000 MKS.

Es erscheint daher wahrscheinlich, daß zur Induktion des negativen Phototropismus bei Wurzeln im allgemeinen große Lichtmengen notwendig sind.

3. Die Reaktionszeitkurve des negativen Phototropismus der Wurzeln hat denselben Verlauf wie die Reaktionszeitkurve des positiven Phototropismus. Der Abfall der Kurve bei stärkeren Intensitäten erklärt sich nicht durch die Gegenreaktion einer neuen entgegengesetzten Erregung, sondern durch die Hemmung des Wachstums durch das starke Licht.

4. Es erscheint wahrscheinlich, daß dieselben Gesetze für den Verlauf der positiven wie der negativen Erregung, beziehungsweise Reaktion Geltung haben.

Literatur.

1. Blaauw A. H., Die Perzeption des Lichtes. Recueil des travaux botaniques néerlandais, Vol. 5, 1909, p. 209.
2. Darwin Fr., Über das Wachstum negativ heliotropischer Wurzeln im Licht und im Finstern. Arb. d. bot. Institutes Würzburg. Bd. II, Heft 3, Nr. 21, 1882, p. 521 bis 528.
3. Fitting H., Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. für wissensch. Bot., 41. Bd., 1905.
4. Fröschel P., Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit. I. Mitteilung. Sitzungsberichte d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, math. naturw. Klasse, Bd. 117, 1908.
5. — II. Mitteilung. Ebenda, Bd. 118, 1909.
6. Kny L., Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Bodenwurzeln. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 38, Heft 3, 1902.
7. Linsbauer K. u. Vouk V., Zur Kenntnis des Heliotropismus der Wurzeln. Vorl. Mitteilung. Berichte d. Deutsch. bot. Gesellsch., Bd. 27, Heft 4, 1909.
8. Müller N. J. C., Untersuchungen über die Krümmungen der Pflanzen gegen das Sonnenlicht. Botanische Untersuchungen I, Heidelberg 1872.
9. Müller-Thurgau H., Über Heliotropismus. Flora, 1876, p. 65 bis 70.
10. Oltmanns Fr., Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora, Bd. 83, 1897.
11. Pringsheim E., Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Cohn's Beiträge zur Biologie d. Pflanze, Bd. 9, 1907.
12. — Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit. 2. Mitteilung. Beitr. z. Biologie der Pflanzen, Bd. 9, 1909.
13. — Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912.

14. Richter O., Über den Einfluß verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsber. d. Wiener Akademie, Bd. 115, Abt. I, 1906.

15. Schaefer R., Heliotropismus der Wurzeln. Inaug. Dissertation. 1911.

16. Tröndle, Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik. 1910, 48. Bd.

17. Vouk V., siehe Linsbauer.

18. Wiesner J., Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Denkschriften d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien, math. naturw. Kl., Bd. 39, 1879, I. Teil; Bd. 43, 1882, II. Teil.